



La biomécanique des plantes ou ” Comment les plantes tiennent debout ? ”

Meriem Fournier, Bruno B. Moulia, Joseph Gril

► To cite this version:

Meriem Fournier, Bruno B. Moulia, Joseph Gril. La biomécanique des plantes ou ” Comment les plantes tiennent debout ? ”. Aux Origines des Plantes, Fayard/Arthème, pp.228-239, 2008. hal-00795935

HAL Id: hal-00795935

<https://hal.science/hal-00795935>

Submitted on 1 Mar 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

In: « Aux Origines des Plantes, Des Plantes anciennes à la Botanique du 21^{ème} siècle ». Hallé F H (eds). Fayard/Arthème. 2008. Chapitre 7 pp 228-239

La biomécanique des plantes ou « Comment les plantes tiennent debout ? »

Meriem Fournier, Bruno Moulia, Joseph Gril

La biomécanique des plantes est née d'une approche interdisciplinaire. Elle regroupe ainsi des biologistes, des forestiers ou des agronomes, et des mécaniciens (des matériaux et des structures et plus récemment des fluides). Elle s'intéresse à la façon dont les plantes se portent et croissent. En particulier comment les plantes terrestres croissent en hauteur « contre » la gravité et dans le vent ; mais aussi comment les plantes aquatiques et les algues se développent dans les courants.

Dans ce contexte, les arbres sont des objets d'étude emblématiques. En effet, si le promeneur habitué trouve normal de contempler quotidiennement ces géants impassibles, pour un ingénieur, il en va tout autrement. S'il avait à en assurer la conception, il lui semblerait mécaniquement irresponsable d'oser amener une telle masse de capteurs solaires – les feuilles – aussi haut, en s'appuyant sur une simple colonne en bois de quelques décimètres de diamètre ! Normalement des structures aussi audacieuses ne devraient pas pouvoir durer aussi longtemps ... Nous allons développer ici quelques uns des moyens qui permettent aux arbres de défier ainsi les règles des ingénieurs. Ces processus, longuement façonnés par l'évolution, sont visibles pour qui regarde les plantes pousser à leur propre échelle de temps et d'espace. Souvent mentionnés dans les travaux de botanique les plus anciens, ils sont depuis quelques années l'objet d'un approfondissement scientifique qui tire parti de toutes les autres avancées de la biologie et de la mécanique.

Quand le biologiste apprend du physicien.

Les êtres vivants sont soumis aux lois physiques, dans leur fonctionnement interne et dans leurs interactions avec leur milieu environnant. Ainsi la gravité, les forces induites par les écoulements fluides (vents ou eau), et les actions mécaniques exercées par les hommes, les animaux ou les autres plantes sont des composantes fondamentales de l'environnement de tout végétal dans son habitat. La biomécanique des plantes cherche à comprendre comment les individus, les espèces et les communautés végétales répondent à ces contraintes mécaniques, en faisant la part de ce qui s'explique par les seules lois de la physique et de ce qui fait intervenir de plus des réactions biologiques. Si les physiologistes végétaux avaient entrepris depuis longtemps d'étudier certaines réponses des plantes aux forces mécaniques qui s'exercent sur elles (en particulier les réactions orientées de la croissance - gravitropisme- ou les réponses au toucher – thigmomorphogénèse) ils n'avaient pas les outils physiques nécessaires pour étudier les variations d'état mécanique internes mises en jeu (quels tissus sont stimulés, avec quelle intensité ?...), ni pour les replacer dans les conditions naturelles (quel est l'effet mécanique d'un vent sur un arbre en fonction de sa vitesse et de l'architecture de l'arbre ?...). La biomécanique des plantes a ainsi un intérêt fondamental pour la compréhension du développement, du fonctionnement et de l'évolution des organes des plantes impliqués dans une fonction de soutien mécanique des plantes (les troncs, les branches, les tiges herbacées, les pétioles, les pédoncules, les stipes des palmiers, les vrilles ... et les racines). Mais elle permet aussi de comprendre pourquoi l'histoire mécanique singulière des plantes dans une population, ou des espèces dans une communauté joue un rôle dans la diversité des formes que nous observons : une plante qui pousse en plein vent, ou au contraire à l'abri, aura, nous le savons tous, des formes bien différentes...

La biomécanique des plantes est aussi une science appliquée.

La sylviculture, l'horticulture ou l'agronomie cherchent à contrôler la qualité mécanique de certains produits (bois, fourrages ...) ainsi que les problèmes de déracinement, de casse ou de verse. Chez les forestiers par exemple, les tempêtes de 1999 ont mis en lumière les besoins d'aide à la décision en matière de gestion des risques aux niveaux de l'individu, de la parcelle et du paysage. Sur le plan purement physique de l'écoulement du vent dans le peuplement, ou des vibrations et de la ruine des troncs, on a cherché des règles à suivre pour la densité du peuplement, l'élitage ... afin de réduire les risques. Mais nous verrons que les actions mécaniques (vent, gravité, pratiques humaines) exercées sur les plantes influent sur leur forme et leur anatomie ; ainsi la biomécanique contribue aussi à une meilleure maîtrise de la dynamique de croissance et des qualités des individus et des peuplements : comment produire des arbres au tronc rectiligne et à la croissance rapide sans que cela s'accompagne de défauts internes du bois (tels que des troncs qui fendent au tronçonnage, des planches de bois « nerveux » qui vrillent au séchage, des bois « pelucheux » impossibles à raboter ...), comment améliorer des pratiques telles que le tuteurage, l'arcure, le brossage pour les arbres agroforestiers, fruitiers ou d'ornement ? Enfin la biomécanique des plantes a aussi des applications, dites « biomimétiques » ou « bioinspirées », vers l'ingénierie des matériaux ou des systèmes constructifs. Il s'agit alors d'analyser les solutions trouvées par le vivant pour remplir différentes fonctions – dont le soutien mécanique –, en vue de nous ouvrir l'esprit aux solutions mises au point par l'évolution naturelle, et de favoriser de nouvelles approches en conception mécanique ou en architecture.. Où l'ingénieur apprend en retour du biologiste et du biophysicien !

Les plantes sont des modèles d'ingénierie « high tech »

Pour les ingénieurs, le compromis entre légèreté et capacité à résister aux efforts (dont le poids propre de la structure) est une question cruciale, pour laquelle les plantes sont des modèles de structures et de matériaux particulièrement performants qui illustrent des principes fondamentaux et modernes de « design » : ainsi, comme le mentionnait déjà Galilée, les tiges de graminées montrent parfaitement la supériorité des performances en flexion des tubes creux sur les structures pleines. Le rôle de la turgescence pour rigidifier les tissus et les organes végétaux étant reconnu depuis Sachs (Sachs 1868), les plantes fournissent aux concepteurs de structures gonflables de bons exemples de membranes mises en forme par la pression hydrostatique interne. Le bois présente des structures mécaniquement caractéristiques, que l'on a (re)découvertes lorsque qu'on a conçu les matériaux les plus modernes : à l'échelle nanométrique des parois cellulaires, le bois est, comme le Kevlar ou les matériaux à fibre de verre ou de carbone, un mélange de « microfibrilles » – ici des filaments de cellulose cristalline –, englobées dans une « résine » – ici un mélange de pectines, d'hémicelluloses et de lignines (Voir Pilate, ce volume). Cette structure confère au bois des performances mécaniques remarquables, comme une forte anisotropie: les performances mécaniques varient selon la direction, et les directions les meilleures peuvent être orientées dans les sens des modes de sollicitations les plus contraignants). De plus, lors de la formation du bois à partir du cambium (maturation), l'imprégnation du bobinage des microfibrilles par les lignines s'accompagne de variations dimensionnelles macroscopiques de la couche périphérique de bois en croissance (un peu comme quand une colle polymérise). Comme les nouvelles fibres (cellules) formées sont fortement adhérentes au noyau de bois déjà existant, la plus grande partie de ces déformations de maturation dans la couche mince périphérique est alors bloquée. Il en résulte une accumulation d'énergie mécanique qui est stockée sous forme de forces internes. Dans le sens du fil, le nouveau bois en périphérie se

retrouve alors tendu comme des câbles, ce qui lui permet de jouer le rôle de haubans internes dans les troncs. Nous verrons plus bas que sans ce mécanisme, le maintien d'un port érigé serait impossible sur le long terme. A l'échelle de quelques micromètres, la paroi cellulaire se présente comme un composite multicouche – les ingénieurs parlent de structure « sandwich », une dénomination sans grande poésie mais explicite ! Ceci permet par exemple à la lamelle mitoyenne qui assure le « joint de colle » entre deux cellules d'avoir des propriétés adaptées à cette fonction, différentes de celles des couches internes. A l'échelle des dixièmes de millimètres, le bois est un matériau cellulaire – tels que les matériaux dits « nids d'abeille » les plus modernes –, composé de beaucoup de vides entourés d'un agencement géométrique astucieux de matière sous la forme d'un réseau de « tubes » porteurs allongés, fibres ou trachéides, renforcé transversalement par des rayons ligneux. Ce réseau est de fait bien adapté au soutien des efforts de flexion et permet de hautes performances mécaniques pour une remarquable légèreté. Tout comme les os de notre squelette qui ont fasciné les ingénieurs depuis les travaux de Wolf et Roux et de d'Arcy Thomson (D'Arcy Thomson 1917), le squelette des arbres (bois et axes ligneux) présente une organisation très élaborée. Ce parallèle avait déjà interpellé Duhamel du Monceau (Duhamel du Monceau 1758), précurseur de la biomécanique actuelle des arbres.

Les plantes sont proportionnées pour faire face au vent

Poursuivant les travaux de Metzger (Metzger 1893), C. Mattheck (Mattheck 1996) a largement développé et illustré l'idée que les arbres sont renforcés pour minimiser les effets des forces mécaniques exercées par les vents. De fait, les forestiers savent que dans les milieux fortement ventés, les troncs sont plus trapus ; leur croissance en hauteur est diminuée au profit de leur croissance en épaisseur. Au contraire, les pépiniéristes savent que les tuteurs, qui évitent aux arbres de trop se balancer au vent, favorisent la production d'arbres hauts et minces. Ces observations ont donné naissance à l'idée que les organes de soutien des plantes réalisent des proportions optimisées entre épaisseur et hauteur pour assurer une résistance mécanique suffisante. La vérification de l'existence de telles proportions optimales est rapidement un problème compliqué qui préoccupe toujours la communauté scientifique (Mouliia and Fournier-Djimbi 1997; Fournier, Stokes et al. 2006). D'une part, il faut aussi tenir compte des risques de verse sous l'effet de la gravité (une instabilité appelée « flambement »), qui dépendent des mêmes proportions géométriques mais pas de la même façon que pour le risque au vent. D'autre part, les proportions géométriques entre épaisseur et hauteur ne sont pas les seuls paramètres impliqués : pour assurer sa résistance mécanique, la plante peut aussi jouer sur les propriétés des tissus (cf paragraphe ci-dessous). Enfin, comme parfaitement illustré par Jean de La Fontaine dans la fable du Chêne et le Roseau, la plante doit réaliser un compromis entre une bonne résistance et une flexibilité suffisante pour réduire la prise au vent. Mais comment les arbres font-ils cela ? Une première vision est celle d'un dimensionnement génétiquement fixé, (plus ou moins) optimisé par la sélection naturelle : les propriétés de l'arbre qui lui permettent de résister aux vents (en premier lieu les proportions géométriques, mais aussi la résistance du bois, l'investissement dans l'ancrage racinaire, ainsi que tout ce qui définit la prise au vent...) sont définies génotypiquement. Les écotypes ou les espèces se sont adaptés à des vents plus ou moins forts. En effet, on n'imagine guère la possibilité d'une acclimatation plus rapide ; comment une plante pourrait-elle avoir une information intégrée de son dimensionnement, en l'absence d'un système d'autoreprésentation de type de celle réalisée par le système nerveux et le cerveau chez les animaux ?

Les plantes adaptent leur « squelette » dans le vent

Si le dimensionnement est génétiquement fixé alors, lorsque l'environnement mécanique varie, l'espèce « doit », pour s'adapter, attendre les longs processus de la sélection naturelle permettant la divergence génétique d'écotypes différents selon les conditions. Mais comment expliquer les espèces dont l'aire d'extension est très vaste (comme par exemple le pin sylvestre), et couvre des environnements mécaniques très variés. Doivent-elles avoir une croissance dimensionnée pour résister aux conditions les plus exposées, mais surdimensionnée ailleurs ? Comment alors ces espèces peuvent-elles être compétitives ? Enfin comment les plantes peuvent-elles s'acclimater à un changement d'environnement mécanique au cours de leur propre croissance, particulièrement les plantes en couvert dense, dont l'environnement change radicalement en fonction de la position par rapport à la canopée ? Par exemple, les plantules tolérantes à l'ombre vont démarrer leur vie dans un milieu pauvre en lumière mais abrité du vent, où l'essentiel est de pouvoir croître rapidement en hauteur malgré une faible ressource lumineuse. Ces plantes vont ensuite atteindre leur maturité dans une canopée lumineuse mais ventée, où il est crucial de résister aux efforts mécaniques, (surtout pour des plantes adultes qui ont pris du poids et de la hauteur ...).

Il est clair qu'une espèce qui est capable d'acclimater physiologiquement son dimensionnement dispose d'un avantage considérable. De fait, comme nous l'avons vu pour le tuteurage, les plantes réagissent et acclimatent leur croissance en réponse aux actions mécaniques qu'elles subissent : lorsqu'on soumet une plante à un « stimulus » mécanique, elle réduit ou stoppe sa croissance en hauteur, augmente sa croissance en diamètre et sa croissance racinaire. Des travaux récents ont même montré qu'en l'absence de toute autre perturbation, une flexion légère dans les parties basales de la tige suffit à inhiber la croissance au niveau du méristème apical, de sorte non seulement la plante perçoit des efforts légers, mais elle les perçoit même s'ils sont éloignés des zones en croissance primaire. On parle alors de « mécano-perception » et de « réponse thigmomorphogénétique » (de thigmo = sens du toucher). Ces processus sont connus depuis longtemps des physiologistes et maintenant des génomiciens, comme le montrent les travaux précurseurs de Nicole Boyer (Boyer 1967) et la synthèse récente de Janet Braam (Braam 2005). Mais leurs travaux, développés essentiellement à l'échelle cellulaire avec des stimuli très artificiels tels que des frottements avec les doigts ou avec des brosses, ont été perçus jusqu'à récemment comme des « préoccupations de laboratoire » par les botanistes, écologues, forestiers ou agronomes. Pourtant, nos travaux récents ont montré que mécano-perception et réponse thigmomorphogénétique étaient fréquents et importants dans les forêts aussi bien que dans les cultures (Fournier, Stokes et al. 2006). Notre idée actuelle est que les plantes sont capables à la fois de ne pas en faire trop quand le vent est faible et de ne pas se laisser surprendre par un vent trop fort, car elles « se mesurent » en permanence au vent. Les coups de vent produisent sans cesse des oscillations de la plante, dont l'amplitude est enregistrée en continu par la mécano-perception; l'intégration de la perception de ce signal à différentes échelles dans la plante entière et au cours du temps induit des réponses thigmo-morphogénétiques complexes qui permettent à la plante d'optimiser en temps réel son dimensionnement global en fonction de ses besoins mécaniques, et ce malgré l'absence de cerveau. Comment exactement ? Cela reste à analyser !

Les plantes ont-elles des « muscles » pour contrôler leur posture ?

Les faits rapportés au paragraphe précédent démontrent des similitudes entre les tissus et organes de soutien des végétaux et le squelette des animaux. De plus le contrôle mécano-perceptif de la croissance existe de façon très similaire pour les os des vertébrés et les tissus de soutien de plantes (Mouliat et al. 2006). Mais le système complet de soutien chez les animaux implique non seulement un squelette mais aussi des muscles. Les plantes ont-elles aussi des « muscles » c'est-à-dire un système moteur de mouvements des tiges qui permettrait le contrôle d'une position, d'une

posture dans l'espace ? La réponse serait non, si l'on en croit le sentiment commun, sentiment qui remonte à Aristote opposant l'âme végétative des plantes à l'âme motrice des animaux et encore implicitement partagée par de nombreux biologistes. Et pourtant, sans un système de régulation de leur verticalité, les troncs seraient forcés de se courber de plus en plus au cours de leur croissance dans le champ de pesanteur. Des travaux récents de modélisation, intégrant les lois de croissance observées (en masse, en longueur et en épaisseur), nous montrent que les arbres ploieraient alors de plus en plus, en adoptant un port plutôt pleureur qu'érigé (Fournier et al. 2006). De fait, tous les organes de soutien des plantes terrestres ont un système moteur, qui permet aux tiges en croissance de maintenir sans cesse leur orientation (verticale ou non selon l'ordre de ramification) dans l'espace. Dans les tissus primaires (tiges herbacées ou pousse terminale des arbres), ce moteur fonctionne avec la pression hydrostatique interne. Dans le bois, le problème est d'induire des forces encore plus importantes permettant de courber des axes gros et rigides. Les ligneux l'ont résolu grâce à leur système interne de haubans et à la structure de la paroi cellulaire, présentés auparavant. Ce haubanage est moteur de mouvement, parce que la quantité de haubans varie « intelligemment » en fonction des « besoins » de réorientation de l'axe en croissance. Ainsi lorsque la tige perçoit son déséquilibre (c'est-à-dire son écart à sa position « normale », verticale par exemple pour un tronc), le cambium différencie, sur une face seulement, un « bois de réaction (Scurfield 1973) » qui a la particularité de se tendre très fortement chez les angiospermes dicotylédones (« bois de tension ») ou de se comprimer chez les gymnospermes (« bois de compression »). Opposé au bois à tension normale, cette face de bois de réaction provoque le mouvement de la tige : chez les angiospermes, le bois de tension haubane et tire vers lui alors que chez les gymnospermes, le bois de compression étaye et pousse vers la face opposée (Wilson and Archer 1979). Cette capacité à mettre en place des bois différents d'une face à l'autre, en fonction des besoins de mouvements en réaction aux déséquilibres provoqués par la gravité, les vents, le déchaussement de l'ancrage ..., est indispensable au maintien du port érigé sur le long terme. De fait, elle semble présente chez tous les arbres depuis le début de leur apparition sur terre comme le montrent les observations de bois de réaction chez des tiges fossiles y compris chez les taxons les plus primitifs (Scheckler 2002). Tous les végétaux, même lorsqu'ils sont fixés par la position initiale de leur germination et le développement de leur système racinaire, et même lorsqu'ils sont constitués d'un squelette de bois massif et rigide, ont donc bien une capacité de mouvement. La différence avec les animaux est un design « 2 en 1 » : le même système assure à la fois les fonctions de soutien et de motricité (Moulié et al. 2006).

En conclusion, la biomécanique des plantes permet de revisiter le champ immense des relations entre structures et fonctions chez les végétaux et entretient depuis de longues années un dialogue fructueux avec l'analyse de l'architecture de plantes (le premier programme interdisciplinaire de biomécanique en France dans les années 1980 à l'initiative de B Thibaut s'appelait Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre). Elle se nourrit de travaux très anciens comme l'ouvrage de Schwendener sur « les principes mécaniques de l'anatomie des monocotylédones » (Schwendener 1874). C'est en même temps une discipline nouvelle dans le contexte de la biologie et des sciences de l'ingénieur modernes (Vincent 1990; Niklas 1992), en incluant par exemple les apports récents de l'analyse mécanique des structures assistée par ordinateur, de la physico-chimie des nano-matériaux ou de l'écologie et de la génomique (Niklas, Spatz et al. 2006). Parmi les différents champs de la biologie végétale, ses fortes particularités, liée à l'apport conceptuel et méthodologique de la mécanique, sont de relier causes et effets, en s'appuyant sur une approche très structurée et formalisée (mathématisée) des changements d'échelle et des effets de structure, depuis la cellule et ses constituants jusqu'aux tissus, organes, organismes et peuplements.

Références bibliographiques

- Boyer, N. (1967). " Modification de la croissance de la tige de Bryone (*Bryonia dioica*) à la suite d'irritations tactiles." Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris **264**: 2114-2117.
- Braam, J. (2005). "In Touch: plant responses to mechanical stimuli." New Phytologist **165**: 373-389.
- D'Arcy Thomson, R. (1917). On growth and form, Cambridge University Press.
- Duhamel du Monceau, H. L. (1758). La physique des arbres. Paris, H.-L. Guérin et L.-F. Delatour.
- Fournier, M., A. Stokes, Coutand C, Fourcaud T, Moulia B. (2006). Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. Ecology and Biomechanics: A mechanical approach to the Ecology of Animals and Plants. N. P. Rowe, CRC Press LLC. (US).
- Mattheck, C. (1996). Trees: the mechanical design. Heidelberg, Springer Verlag.
- Metzger, K. (1893). "Der Wind als massgebender Faktor für das Wachsthum der Bäume." Mündener forstl. **3**: 35-86.
- Moulia, B. Coutand C and Lenne C. (2006). "Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modeling of plant architecture." American Journal of Botany **93**.
- Moulia, B. and M. Fournier-Djimbi (1997). Optimal mechanical design of plant stems : the models behind the allometric power laws. In "Plant Biomechanics", Jeronimidis G and J Vincent (eds). The University of Reading , Reading (UK) (pub).
- Niklas, K. J. (1992). Plant biomechanics : an engineering approach to plant form and function. Chicago London, University of Chicago Press.
- Niklas, K. J., H. C. Spatz, et al. (2006). "Plant biomechanics: an overview and prospectus." American Journal of Botany **93**(10): 1369-1378.
- Sachs, J. v. (1868). Lehrbuch der Botanik. Leipzig, Germany, Engelmann.
- Scheckler, S. E. (2002). Asymmetric cambial growth and reaction wood of the Late Devonian progymnosperm Archaeopteris. Conference : Botany 2002. Paleobotanical Section, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin.
- Schwendener, S. (1874). Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig, Engelmann.
- Scurfield, G. (1973). "Reaction wood : its structure and function." Science **179**: 647-655.

Vincent, J. (1990). Structural Biomaterials (2nd ed). New Jersey, USA., Princeton University Press.

Wilson, B. F. and R. R. Archer (1979). "Tree design : some biological solutions to mechanical problems." Bioscience **29**(5): 293-298.